



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

RELACIONES ALOMÉTRICAS DE LAS
ESTRUCTURAS GENITALES EN LIBÉLULAS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A:

ANGELA NAVA BOLAÑOS

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dr. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR

COMITÉ TUTOR: Dr. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO
M. en C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de febrero de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **NAVA BOLAÑOS ANGELA** con número de cuenta **99247775** con la tesis titulada **"RELACIONES ALOMÉTRICAS DE LAS ESTRUCTURAS GENITALES EN LIBÉLULAS"**, realizada bajo la dirección del **DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR:**

Presidente: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI
Vocal: DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENÉSES
Secretario: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO
Suplente: DR. ALEJANDRO ARIEL RÍOS CHELÉN
Suplente: M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 05 de mayo de 2011.

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

AGRADECIMIENTOS

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- A CONACYT por la beca otorgada No CVU/Becario: 294446/225392.
- A PAPIIT por el apoyo otorgado al proyecto IN 204610.
- A los miembros del comité tutor: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar, M en C. Enrique González Soriano y Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo.

- Agradezco a mi alma mater la Universidad Nacional Autónoma de México por todo lo que me ha brindado.
- Al Dr. Alex Córdoba Aguilar por enseñarme y encaminarme en el terreno de la investigación científica, por el tiempo dedicado, el apoyo y los consejos, por ser tutor y amigo.
- Al M en C. Enrique González Soriano por todas las aportaciones hechas en el transcurso de la tutoría, por la ayuda en la identificación de ejemplares y en el trabajo de campo, por todo el conocimiento que me ha compartido.
- Al Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo por las revisiones de mis escritos y sus valiosas aportaciones durante la tutoría.
- Al jurado de la tesis: Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli, Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses y Dr. Alejandro Ariel Ríos Chelén por la revisión de mi trabajo de tesis.
- Al Dr. Roberto Munguía Steyer por el invaluable apoyo en el análisis estadístico y por su revisión de mi escrito.
- Al Dr. Antonio Lot Helgueras, secretario ejecutivo de la Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel, y al Biól. Francisco Martínez Pérez, secretario auxiliar de la Cantera Oriente por permitirme realizar el trabajo de campo en este bello lugar.
- A la Biól. Yolanda Hornelas Orozco, técnico responsable del microscopio electrónico de barrido del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, por el apoyo en la obtención de las micrografías electrónicas.
- A la M en C. Silvia Espinoza Matías, técnico responsable del microscopio electrónico de barrido de la Facultad de Ciencias, UNAM, por la obtención de imágenes.
- A Patricia Martínez Reyes por hacer un excelente trabajo con los estudiantes de posgrado, por su disponibilidad y por su amabilidad.
- Al M en C. Raúl Iván Martínez Becerril por el apoyo técnico en el laboratorio de Ecología de la Conducta de Artrópodos del Instituto de Ecología, UNAM.

- A los amigos del laboratorio: Adriana, Ale, Daniela, Daniel, Diana, Georgina, Haydeé, Isaac, Memo, Nubia, Robert, Rosana, Sonia, Víctor, Yizus por hacer de este un espacio tan agradable.
- Al Dr. Pedro Cuapio Padilla responsable del Laboratorio de Andrología y Banco de Semen del Instituto Valenciano de Infertilidad, por abrirme las puertas de su laboratorio y enseñarme las técnicas de manipulación espermática.
- A Ma. Guadalupe Cortés Flores, Técnico Académico responsable de la Unidad de Histología del Instituto de Fisiología Celular, UNAM, por la obtención de cortes histológicos de las espermatecas.
- Al Biól. José Rubén Pérez Ishiwara, técnico Académico del Laboratorio de Interacción Planta-Animal del Instituto de Ecología, UNAM, por hacerme accesible el equipo para la obtención de imágenes de los cortes histológicos.
- A Miguel Moreno por encausarme en el maravilloso mundo de la evolución y la conducta animal.
- A todos los que me ayudaron en las colectas de campo.

- A mi familia Isalia Bolaños Nava, Jesús Nava Salgado, Alberto Nava Bolaños, Isalia Nava Bolaños y Abraham Granados Martínez, por que hacemos un gran equipo, por su incondicional apoyo, por alegrarme la vida.
- Particularmente a mis padres Isalia y Jesús por su infinito amor, por la motivación cotidiana, por ayudarme a cumplir mis objetivos, por su sabiduría, sencillamente porque gracias a ustedes todo esto es posible, los amo.
- A mis queridos hermanos Isalia y Beto porque me han apoyado en los momentos difíciles y han sonreído conmigo en los momentos felices, por ser los mejores amigos y cómplices.
- A mi abuelita Angela Nava García, por la ternura que vierte en mi vida.
- A Valentín por su amor, confianza y apoyo, por las alegrías diarias y las primaveras en los inviernos.
- A Marianita por el tesoro que es su invaluable y sincera amistad.
- A mis grandes amigos Bruno, Carlitos, Christian, Dalia, Daniel, Diana, Dulce, Eladio, Ever, Germán, Iván, Laila, Luis, Mariana, Martín, Memo, Miriam, Paulo, Rogelio, Saraí, Vane, Vero, por los años de amistad y crecimiento, por su contagioso entusiasmo, por los grandes momentos vividos y por todo lo que podemos lograr.
- A todas las personas que de alguna forma formaron parte de esto, gracias.

Dedico esta tesis a Isalia Bolaños y Jesús Nava

La diversidad de ideas enriquece el pensamiento

Jesús Nava

CONTENIDO

RESUMEN.....	2
INTRODUCCIÓN.....	4
ALOMETRÍA.....	4
ALOMETRÍA Y SELECCIÓN SEXUAL.....	5
EVOLUCIÓN GENITAL EN LIBÉLULAS.....	8
La cópula en odonatos.....	9
Mecanismos de desplazamiento espermático.....	10
Morfología genital en zigópteros.....	11
ALOMETRÍA GENITAL EN LIBÉLULAS.....	12
OBJETIVO.....	14
OBJETIVOS PARTICULARES.....	14
HIPÓTESIS.....	14
MATERIAL Y MÉTODOS.....	15
RESULTADOS.....	19
MORFOLOGÍA GENITAL.....	19
ANÁLISIS ALOMÉTRICO.....	23
DISCUSIÓN.....	30
MORFOLOGÍA GENITAL.....	30
ALOMETRÍA GENITAL.....	32
CONCLUSIONES.....	37
LITERATURA CITADA.....	38

RESUMEN

La alometría estudia la variación de cualquier carácter con respecto a una medida de referencia del tamaño corporal. Análisis recientes de alometría de los genitales masculinos indican un patrón de hipoalometría (es decir, a mayor tamaño corporal, menor tamaño genital). Sin embargo, este tipo de estudios muestra algunas dificultades: a) no se conoce la función de los caracteres genitales estudiados; b) sólo se usa un indicador del tamaño corporal; y c) no se han estudiado los valores alométricos de los genitales en ambos sexos, lo cual complementaría la comprensión de las presiones selectivas. En el presente estudio se investigaron las relaciones alométricas de estructuras genitales de machos y hembras (largo del edeago y de la vagina y volumen de la bursa y la espermateca), en dos especies de libélulas (*Protoneura cara* e *Ischnura denticollis*). En estos animales la funcionalidad de los genitales es clara, y utilizamos dos indicadores de tamaño corporal (longitud del ala y ancho de cabeza). No se encontró un patrón consistente de alometría en ninguna especie ni sexo. Los resultados aportan nuevas evidencias en contra de que exista una alometría particular que pueda describir las presiones selectivas de estos caracteres. Los diferentes patrones de alometría se pueden entender mejor bajo un marco de coevolución genital.

ABSTRACT

The allometry is the study of the variation of any structure with respect to a reference measure of body size. Recent analysis of allometry of the male genitalia indicate a pattern of hipoalometría (ie, to larger body size, smaller genital). However, these studies show some difficulties: a) not known the role of genital characters studied, b) only used an indicator of body size, and c) have not been studied allometric values of the genitals in both sexes, which would complement the understanding of selective pressures. In this study we investigated allometric relationships genital structures of males and females (length of the aedeagus and the vagina and volume of the bursa and spermatheca) in two species of dragonflies (*Protoneura cara* and *Ischnura denticollis*). In these animals the functionality of the genitals is clear and we use two indicators of body size that are reliable. There was no consistent pattern of allometry in any species or sex. The results provide further evidence against the existence of a particular allometry that can describe the selective pressures of these characters. Different patterns of allometry can be better understood within a framework of genital coevolution.

INTRODUCCIÓN

Alometría

La alometría atiende el estudio de ornamentos, estructuras, órganos, partes del cuerpo, u otros aspectos cuantitativos del organismo cuya proporción, sobre una medida de referencia tal como la talla corporal, peso o volumen, varía entre diferentes individuos. (Eberhard, 2010; Eberhard et al. 2009). En general, la investigación de las relaciones alométricas ayuda a entender si una característica evoluciona independientemente o no del resto de la morfología corporal.

La variación del crecimiento relativo se ha descrito tradicionalmente con la función:

$$y = \alpha x^{\beta}$$

o su equivalente:

$$\log y = \log \alpha + \beta \log x$$

donde “x” es la medida de tamaño corporal, “y” es la medida de la estructura de interés, “ β ” es el coeficiente alométrico y “ α ” es una constante (Klingerberg, 1998; Fairbain, 1997). Cuando el coeficiente alométrico obtenido es $\beta > 1$, la relación es hiperalométrica; cuando es $\beta = 1$ indica isometría, cuando es $\beta < 1$ indica hipoalometría, y cuando es $\beta = 0$ indica alometría nula (Bonduriansky y Day, 2003; Kawano, 2003). En una relación de hiperalometría la estructura crece en mayor proporción con respecto a su medida corporal. En una relación isométrica la variación de la estructura es proporcional a la del tamaño corporal. Cuando la relación alométrica es de cero el desarrollo y la variación de

la estructura de interés es independiente del tamaño y variación de otras características corporales. Y finalmente la hipoalometría o alometría negativa, indica que la estructura crece en menor proporción con respecto a la talla corporal (Bonduriansky y Day, 2003; Kawano, 2003).

La alometría se puede clasificar en ontogenética, estática y evolutiva. La ontogenética es cuando se comparan individuos en diferentes estados de desarrollo. Mientras que la estática es cuando se comparan individuos de la misma edad. La alometría estática, a su vez, puede ser interespecífica cuando los individuos pertenecen a diferentes especies o bien intraespecífica cuando corresponden a la misma especie. Cuando se consideran los cambios a lo largo de las ramas de una filogenia, se le llama alometría evolutiva (Klingenberg, 1996).

Alometría y selección sexual

Algunos caracteres conspicuos, principalmente distinguibles en machos, han sido explicados por selección sexual, donde básicamente atributos tales como adornos que atraen a las parejas, o bien, armas que disuaden a los rivales determinan el éxito reproductivo (Andersson, 1994). Los primeros estudios alométricos de estos caracteres, plantearon la idea errónea de que éstos mostraban una alometría positiva, es decir, que aumentaban de forma desproporcionada con respecto al tamaño del cuerpo (Bonduriansky, 2007). Sin embargo, y contrario a esta idea, otros caracteres principalmente postcopulatorios moldeados por selección sexual, como los genitales masculinos, han mostrado valores hipoalométricos (Eberhard et al. 1998). Un ejemplo concreto de estos últimos, lo encontramos en el caso de los insectos. Eberhard y

colaboradores (1998) documentaron 60 hipoalometrías de 63 relaciones estudiadas. Una hipótesis que explica esta relación es la denominada “un tamaño ajusta para todos” del inglés *one-size-fits-all* (Eberhard et al. 1998) que indica que la evolución ha favorecido en los machos, hipoalometrías genitales que se ajustan al patrón genital común de hembra, así una explicación a la hipoalometría es que la selección sexual actúa en estructuras de los machos que se ponen en contacto con las hembras de forma precisa, algo que ocurriría en situaciones donde los machos estimulan con sus genitales a los de las hembras (Eberhard et al. 1998). Este patrón hipoalométrico ha sido consistente en estudios que apoyan esta hipótesis (e. g. Schmitz et al., 2000; Uhl y Vollrath, 2000; Tatsuta et al., 2001; Bernstein y Bernstein, 2002).

Estamos, sin embargo, lejos de concluir que la hipoalometría sea la regla en los genitales. Algunos de los problemas inherentes a los estudios alométricos, particularmente de rasgos genitales son los siguientes:

a) Sabemos muy poco sobre la función real de los rasgos sexuales, que es especialmente el caso de los rasgos considerados en el estudio de los genitales (Eberhard et al. 2009). El hecho de que los autores han medido cualquier rasgo sin saber si este tiene relevancia en términos de competencia por la fertilización, puede llevar a analizar caracteres que no tengan importancia en absoluto (Córdoba Aguilar et al., 2010). Este problema ha prevalecido incluso en estudios de selección sexual donde se ha asociado el éxito en fertilización con la morfología genital (e. g. Wenninger y Averill 2006; Holwell et al. 2010). Sin embargo no se puede asumir que la selección actúe en cualquier rasgo genital, dada la complejidad de los genitales masculinos (Eberhard, 1985), cuya

morfología es incluso difícil de describir, pero más allá de la complejidad morfológica, resulta complicado que cualquier aspecto deba estar actualmente sujeto a selección. En ausencia de estudios experimentales, no se puede simplemente concluir si un carácter dado está asociado con el éxito de fertilización. Esto, por supuesto, supone estudios precisos sobre función genital los cuales frecuentemente no son fáciles de realizar. Lo que queda claro es que tomar cualquier carácter sin saber si tiene o no alguna función, no permite hacer extrapolaciones sobre su evolución en ningún contexto.

b) Debe estudiarse más de un indicador del tamaño corporal. Esto debido a la controversia en cuanto a qué rasgo representa mejor el tamaño del cuerpo (Eberhard et al. 2009).

c) Deben estudiarse los valores alométricos de rasgos genitales no tan sólo en machos, sino también en hembras (Eberhard, 2009). Un ejemplo del problema de ignorar a las hembras es que las explicaciones de la evolución de la hipoalometría masculina están basadas en supuestos de la alometría femenina. Por ejemplo, una hipótesis denominada “un tamaño ajusta para todos” del inglés *one-size-fits-all* (Eberhard et al. 1998) indica que la evolución ha favorecido en los machos, hipoalométrias genitales que se ajustan al patrón genital común de las hembras. Sin embargo, no se sabe cuál es el patrón general común de las hembras, porque en ningún caso se han medido los genitales femeninos. Una razón de esto es que en general, las hembras tienen tejidos suaves o flexibles lo cual dificulta su medición (Eberhard, 2009).

Si estos tres problemas son soslayados, las discusiones sobre los patrones de alometría genital y su evolución es prematura.

Evolución genital en libélulas

Uno de los animales donde la función y morfología genital se ha estudiado a detalle y cuyos mecanismos copulatorios se entienden mejor son las libélulas (Simmons y Siva Jothy, 1998; Corbet, 1999; Simmons, 2001). Estos insectos, al igual que otros artrópodos, tienen apareamientos múltiples en su vida y las hembras pueden almacenar espermatozoides de más de un macho, estas condiciones dan lugar a la competencia espermática (Cordero Rivera y Córdoba Aguilar, 2010; Waage, 1984) es decir, la competencia entre espermatozoides de más de un solo macho por fertilizar los huevos de la hembra (Parker, 1970; Parker, 1984). Sin embargo, la evolución ha favorecido en los genitales masculinos una forma y función particular que contrarresta tal presión de competencia espermática. Por ejemplo, Waage en un estudio pionero (1979), demostró que en algunas especies de libélulas, el edeago puede remover esperma depositado previamente por otros machos. Ahora se sabe que la capacidad de manipular el esperma rival está ampliamente difundida en los odonatos (Cordero Rivera y Córdoba Aguilar, 2010). Esto puede inducir a pensar que el sistema reproductor de los odonatos está “controlado” por los machos. Sin embargo, se ha sugerido que las hembras disponen de múltiples mecanismos para controlar este proceso y sesgar el éxito en la fertilización de los machos con los que se ha apareado (Fincke, 1997; Eberhard, 1996). Ante este antagonismo, pareciera que cada sexo tratara de imponer sus condiciones al sexo opuesto con tal de ejercer un mayor control durante la reproducción; en esta competencia la adaptación de un sexo sería seguida por una contradaptación del sexo opuesto. De acuerdo a esta coevolución, la complejidad morfológica de los genitales es el reflejo de las

adaptaciones por ganar el control en las decisiones reproductivas impuestas por cada sexo (Córdoba Aguilar, 2000). En general los genitales masculinos en los odonatos como en otros insectos exhiben patrones extremos de divergencia evolutiva (Eberhard, 1985).

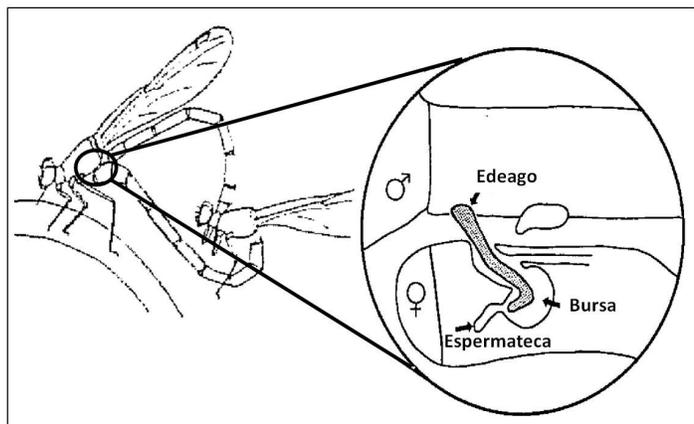
La cópula en odonatos

Las libélulas adoptan una forma peculiar y única durante la cópula. Los órganos de los machos donde se produce el esperma se encuentran en el noveno segmento abdominal (genitales primarios), mientras que su aparato copulador se encuentra en el segundo y tercer segmento abdominal (genitales secundarios). Las hembras tienen estructuras de almacenamiento de esperma que son bursa y espermateca, las cuales están en sus últimos segmentos abdominales. Antes de la cópula, con sus apéndices abdominales el macho sujeta a la hembra por debajo de la cabeza de ella. Posteriormente tiene lugar la translocación espermática, cuando el macho se encorva y transfiere su esperma de los genitales primarios a los secundarios. Una vez que se ha transferido el esperma, la hembra dobla su abdomen hacia adelante y hace contacto genital (Fig. 1). La cópula se puede dividir claramente en dos fases de comportamiento de acuerdo a procesos que ocurren internamente en los genitales (Miller, 1981). La fase I es la más larga y variable de la cópula (Miller, 1987a; Cordero, 1990; Córdoba Aguilar, 1992; Sawada, 1995; Cordero y Andrés, 1999), es durante esta fase cuando los machos manipulan espermatozoides de otros machos y durante la fase II, se realiza la inseminación (Corbet, 1999).

Mecanismos de desplazamiento espermático

La manipulación espermática se da en cuatro formas (revisados por Córdoba Aguilar et al. 2003a), a) remoción directa, donde el edeago actúa a manera de cuchara atrapando y sacando el esperma rival fuera de los órganos que almacenan esperma (e. g. Waage 1979); b) expulsión de esperma por parte de la hembra, donde los genitales masculinos estimulan centros nerviosos femeninos que promueven la activación muscular de los órganos que almacenan el esperma, expulsando el esperma rival hacia el exterior (e. g. Córdoba Aguilar 1999); c) reposicionamiento, donde los genitales masculinos actúan a manera de émbolo, empujando el esperma rival hacia el fondo de los órganos que almacenan esperma (e. g. Siva-Jothy 1987), que son sitios relativamente alejados del punto de fertilización; y d) “bombeo”, que es el retiro de esperma rival hacia afuera por introducción rápida y con altos volúmenes de esperma del macho en cópula (Cordero et al., 1995). Las características de los genitales masculinos, donde uno esperaríamos que actúe la selección son el largo del edeago (el cual permite llegar hasta la vagina), los apéndices al final del edeago (que permiten atrapar el esperma rival), y los movimientos coordinados (Córdoba Aguilar, 2001; Córdoba Aguilar, 2003b).

Figura 1. Posición de cópula en odonatos.
La hembra (abajo) dobla su abdomen hacia



adelante y hacia arriba y engancha sus genitales con los del macho (arriba). El desplazamiento de esperma y la inseminación se producen en esta posición. A la derecha el detalle de la morfología genital y su posición durante la cópula, el esquema muestra cómo es introducido el edeago hasta la bursa (modificada de Waage, 1984).

Morfología genital en zigópteros

Los Zigópteros son el suborden de libélulas cuya morfología y función genital ha sido mejor documentado en el contexto postcopulatorio (Cordero Rivera y Córdoba Aguilar, 2010).

El órgano copulador del macho es el edeago, el cual se ubica en el segundo segmento abdominal, y se cubre con una lámina anterior que es extensión del segundo segmento abdominal. El edeago es una estructura curva y esclerotizada, los músculos asociados a éste son los que le permiten moverse durante la cópula. En su parte ventral, una membrana que se extiende longitudinalmente, sirve de canal durante la transferencia de esperma, y en la parte distal se encuentra la cabeza que es la que realiza directamente la inseminación y el desplazamiento de espermatozoides (Waage, 1984).

Los genitales femeninos consisten principalmente en la bursa, la espermateca y la vagina. Estas estructuras se encuentran en los segmentos abdominales octavo y noveno. La bursa y la espermateca son estructuras en forma de saco cuya función es almacenar y mantener el esperma viable, según lo sugerido por estudios histológicos (Andrew y Tembhare, 1996; Córdoba Aguilar, 2003a). La vagina cuenta con dos placas esclerotizadas. Estas placas tienen una serie de sensilios incrustados cuya función principal consiste en comunicar la presencia de un huevo previo a la fertilización (Miller, 1987a; Córdoba Aguilar, 2003a). Los sensilios inducen actividad contráctil de los

músculos adyacentes a la bursa y espermateca, y con ello la liberación de los espermatozoides almacenados (Córdoba Aguilar y Siva Jothy, 2004).

Alometría genital en libélulas

La alometría genital de libélulas se exploró recientemente y a detalle en el trabajo de Córdoba Aguilar et al. (2010). Estos autores determinaron la relación alométrica en genitales de *Hetaerina americana*. En esta especie el ancho del edeago es un rasgo postcopulatorio seleccionado positivamente, previo a la cópula, los movimientos edeagales estimulan las placas vaginales y sus sensilios lo cual induce liberación de espermatozoides de la espermateca (Córdoba Aguilar, 2009). El estudio de Córdoba Aguilar et al. (2010) pretendió solventar los problemas presentados en estudios alométricos, que he mencionado antes (la ausencia de conocimiento sobre la función, no tener más que un indicador de la talla corporal, y no tomar valores alométricos de ambos sexos). Midieron el ancho del edeago y el ancho de la vagina de *H. americana*, y en ambos sexos encontraron relaciones isométricas. Esto es diferente a la tendencia sugerida por otros autores que han encontrado principalmente hipoalometrías en genitales en insectos. La presente tesis pretende continuar esta línea de investigación, considerando los problemas en los estudios de alometría genital indicados antes, como un segundo paso del estudio de Córdoba Aguilar et al. (2010). La razón es que puede ser que el patrón de isometría de *H. americana*, sea excepcional, lo cual no permitiría generalizar sobre otras especies. Por esto, y por las razones expuestas antes, usé como modelo animal nuevamente a las libélulas. Las dos especies de estudio fueron *Protoneura cara* e *Ischnura denticollis*. Por

principio de cuentas realicé una descripción de los genitales (ya que no hay una descripción detallada de éstos, para estas especies). Posteriormente calculé los coeficientes alométricos de la longitud del edeago en los machos; y en las hembras, el largo correspondiente de la vagina (desde la apertura genital exterior hasta el extremo de la bursa) y la capacidad volumétrica de la bursa y de la espermateca. La razón de usar estas variables es que el largo del edeago y de la vagina deben mostrar relaciones similares porque ambos caracteres interactúan durante la cópula. El volumen de la bursa y la espermateca se usó porque indicaría el espacio donde los genitales masculinos tendrían que entrar, acomodarse y desplazar el esperma rival. Con respecto al tamaño corporal, en las libélulas se ha usado tradicionalmente y la longitud del ala, sin embargo en el contexto de estimación de dimorfismo sexual en el tamaño el debate continúa, en este trabajo tomamos en cuenta tales como la longitud del ala y además el ancho de la cabeza.

OBJETIVO

Describir la morfología y determinar la alometría genital de las especies *Protoneura cara* e *Ischnura denticollis*.

Objetivos particulares

1. Caracterizar la morfología genital femenina y masculina de las especies *P. cara* e *I. denticollis*.
2. Determinar los coeficientes alométricos del edeago, la longitud de la vagina, y la capacidad volumétrica de la bursa y la espermateca de *P. cara* e *I. denticollis*.

HIPÓTESIS

La evolución ha favorecido en los machos, genitales que se ajustan al patrón genital común de hembra, por lo que las relaciones alométricas de genitales presentes en los rasgos utilizados en contexto postcopulatorio, serán de tipo hipoalométrico, indicando que las estructuras genitales crecen en menor proporción con respecto a la talla corporal.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se colectaron organismos de las especies de libélulas *Protoneura cara* (Pc) en el río Tetlama (18°46'05"N, 99°14'17"O) en Xochitepec, Morelos, e *Ischnura denticollis* (Id) en la Cantera Oriente (19°19'7"N, 99°10'21"O), Distrito Federal. Las especies colectadas pertenecen al suborden Zygoptera y a las familias Protoneuridae (Pc) y Coenagrionidae (Id). Se capturaron 30 individuos por cada sexo. Los individuos de *P. cara* se colectaron por parejas cuando estaban en posición de tándem cerca del río, mientras que los individuos de la especie *I. denticollis* se colectaron por separado en los pastos cercanos a los cuerpos de agua.

Todos los animales se preservaron en alcohol al 70 % y posteriormente fueron disectados en un microscopio estereoscópico Olympus®, donde se obtuvo el edeago de los machos y las estructuras genitales de las hembras. Se obtuvieron imágenes digitales de las estructuras con una cámara fotográfica Olympus® montada en el microscopio. Se usó una escala milimétrica. Las mediciones morfométricas se tomaron con el software de análisis de imágenes ImageJ® versión 3.00. En la imagen digital de los genitales se midió la longitud del edeago, del extremo de su base al extremo de la punta, mientras que en los genitales femeninos se midió la longitud de la vagina desde la apertura genital al exterior hasta el extremo de la bursa (a esto en adelante se hará referencia como longitud de la vagina, pero cabe señalar que se consideró tanto la vagina como la bursa puesto que se sabe que durante la cópula el edeago entra al menos hasta la bursa). Se obtuvieron los datos del volumen de la bursa y la espermateca (sólo de ejemplares cuyos órganos estuvieron llenos de esperma), se colocaron las estructuras en una cámara de

Neubauer en un pozo de 0.01mm, se fotografiaron con una cámara Olympus® y en la imagen se midió el área de la estructura de interés (bursa o espermateca) con el software de análisis de imágenes ImageJ®. Los valores del área se multiplicaron por 0.01mm que corresponde a la altura de la cámara Neubauer.

Se tomaron imágenes de microscopía electrónica de barrido. Se colocaron los genitales en una solución de etanol que fue aumentando en concentración progresivamente de 70% hasta llegar a 100%. Posteriormente se llevaron a un punto crítico de secado. Y finalmente se montaron las estructuras en una cinta de carbono de doble cara y se recubrieron con oro. Las observaciones y las imágenes se tomaron con un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-6360LV.

Los datos del indicador corporal se obtuvieron midiendo dos indicadores corporales que se han usado tradicionalmente en odonatos, la longitud del ala posterior derecha, desde el punto de inserción al tórax hasta el extremo distal, así como el ancho de la cabeza, obteniendo la distancia entre los extremos opuestos de los ojos, también con el software de análisis de imágenes ImageJ®. En todas las imágenes la escala fue ajustada utilizando una cuadrícula milimétrica. Todas las mediciones se realizaron en milímetros y se obtuvieron de 2 a 4 veces en cada individuo con el objetivo de probar la consistencia de las mediciones.

La homogeneidad de la varianza de las mediciones se determinó con la prueba de Levene. Se hizo una comparación entre las medias de la longitud del edeago y de la vagina con la prueba *t* de Student con un nivel de significancia de $P < 0.05$. Se obtuvo el

promedio de las mediciones, y se transformaron a logaritmos a fin de tener escalas proporcionales.

El coeficiente alométrico, se calculó por medio de regresiones lineales del tipo II: RMA (del inglés *ranged major axis*), y se corroboraron los resultados con el análisis de regresión lineal SMA (del inglés *standard major axis*); con el programa estadístico R (R Development Core Team 2009). El modelo de regresión lineal del tipo II se usa cuando las variables son aleatorias, es decir, que no son controladas por el investigador y estima la recta minimizando la varianza residual en ambos ejes, tanto en “X” como en “Y” (Legendre y Legendre, 1998). Este modelo es el apropiado, dado que no se utilizó una variable de respuesta, pues sólo se relacionaron dos variables morfológicas, por lo cual la regresión convencional (del tipo I ó OLS) no es adecuada. La relación lineal RMA puede usarse cuando las variables no se encuentran en las mismas unidades, y pone a prueba la hipótesis de que la pendiente estimada sea diferente de cero (Legendre y Legendre, 1998). La relación lineal SMA (también reportada en la literatura como *reduced major axis* o *geometric mean regression*, entre otros nombres), estima la pendiente y el intercepto estandarizando y haciendo las variables dimensionalmente homogéneas (Legendre y Legendre, 1998). Dado que la estimación de la pendiente SMA es independiente de la presencia de una covarianza significativa entre “x” y “y”, antes de realizar SMA siempre debe calcularse el coeficiente de correlación (r), y sólo si éste es significativo, es decir, si la hipótesis de que existe una relación entre las variables es apoyada, puede realizarse el análisis de regresión lineal SMA, y determinar qué tipo de relación presentan las variables, si r no difiere significativamente de cero, SMA no debería usarse (Legendre y

Legendre, 1998). Una alternativa para hacer las variables dimensionalmente homogéneas es usar RMA, esta transformación no hace las varianzas iguales y por lo tanto no da lugar a los problemas surgidos con SMA, además con RMA es posible poner a prueba la hipótesis de que la pendiente difiera de cero, esto puede hacerse por permutaciones.

RESULTADOS

Morfología genital

La terminología y descripción de los genitales utilizada en diferentes estudios de odonatos no es uniforme, por lo que se utilizó la terminología usada por Waage (1984).

En *P. cara* (Fig. 2A) e *I. denticollis* (Fig. 3A), el edeago es muy quitinizado hacia la base, y presenta tejido más hialino y membranoso hacia el segmento distal y en la parte ventral. El edeago de *I. denticollis* presenta en la cabeza dos apéndices laterales curvados. *P. cara* (Fig. 2A y 4C), en cambio, presenta un segmento distal más sencillo, tiene forma achatada y ancha, y está cubierto por microespinas, aunque carece de apéndices. Cabe mencionar que se observó variación intraespecífica en la morfología del edeago de *P. cara*, puesto que en la cabeza del edeago se puede distinguir variación en el tejido, siendo algunos más hialinos que otros, además de una ligera variación en dobleces y prominencias (Fig. 2C).

Las estructuras genitales femeninas presentes en las especies *P. cara* (Fig. 2B) e *I. denticollis* (Fig. 3B) son: vagina, bursa y espermateca. Las tres estructuras variaron de tamaño y forma de una especie a otra, siendo en *P. cara* más pequeñas, que en *I. denticollis*.

En ambas especies la espermateca se localizó en la parte lateral de la bursa, con la cual está conectada cerca de la base de la bursa, y próxima a la vagina. Esta estructura es apenas una protuberancia como muñón en *P. cara* (Fig. 2B). En *I. denticollis* (Fig. 3B) es una bolsa de forma circular y de mayor tamaño y puede distinguirse un conducto largo

y curvado que la conecta con la bursa. La bursa en *P. cara* tiene forma circular, mientras que en *I. denticollis* presenta forma elongada.

Figura 2. Morfología genital de *Protoneura cara*. Vista lateral de las estructuras genitales de los machos (A) y hembras (B). En A y en B se presentan las micrografías y a la derecha los esquemas representativos de los genitales en A y B. El edeago de *P. cara* en A, y el detalle donde se muestra la variación en la cabeza en C. En la hembra se observa claramente las estructuras de resguardo de espermatozoides (la bursa y la espermateca) casi llenas de eyaculado. Los genitales se presentan en la posición en la que se enganchan durante la cópula. En los esquemas las partes sombreadas corresponden a estructuras esclerotizadas y la línea lateral hace referencia a la escala de 1 mm. B=bursa, ST=espermateca, VG=placas vaginales, P=edeago y SD=segmento distal.

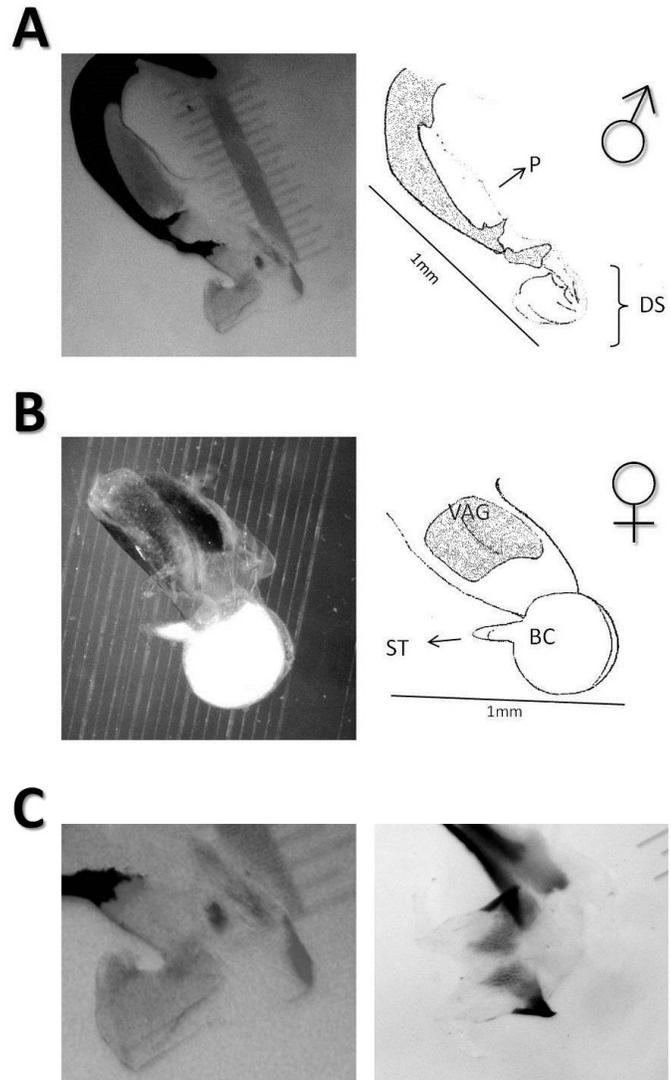


Figura 3. Morfología genital de *Ischnura denticollis*. Vista lateral de las estructuras genitales de machos (A) y hembras (B). A la izquierda se presentan las micrografías y a la derecha los esquemas representativos de los genitales. En el edeago de *I. denticollis* se puede distinguir en el segmento distal dos apéndices laterales que pueden ayudar en la remoción espermática de cópulas previas. En la hembra la bursa de forma ovalada y la espermateca más pequeña y circular, se encuentran llenas de eyaculado. Los genitales se presentan en la posición en la que se enganchan durante la cópula. En los esquemas, las partes sombreadas corresponden a estructuras esclerotizadas y la línea lateral hace referencia a la escala de 1mm. BC=bursa, ST=espermateca, VG=placas vaginales, P=edeago y SD=segmento distal.

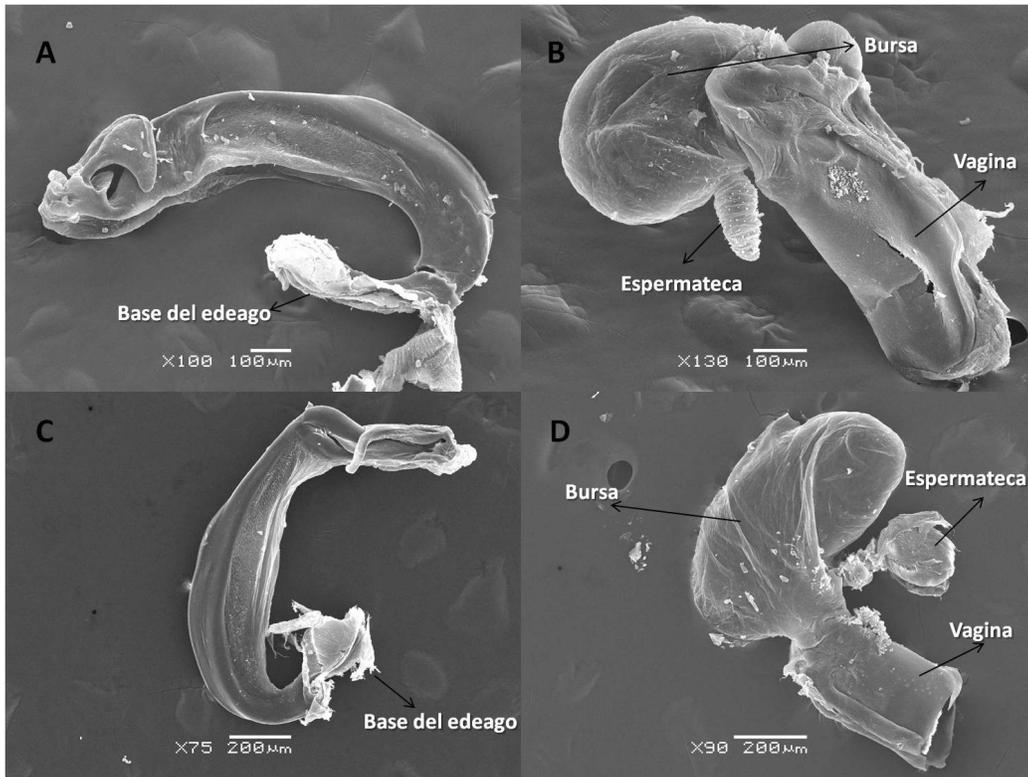
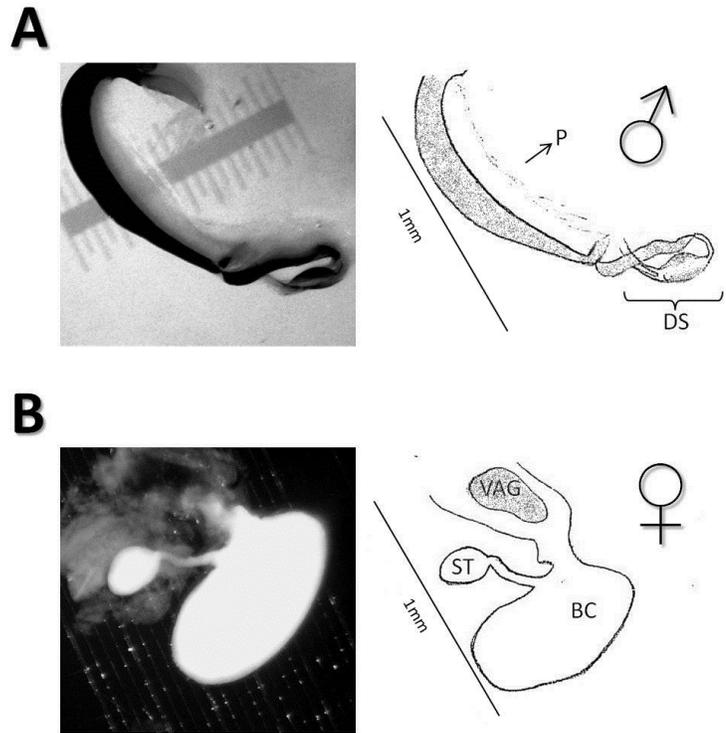
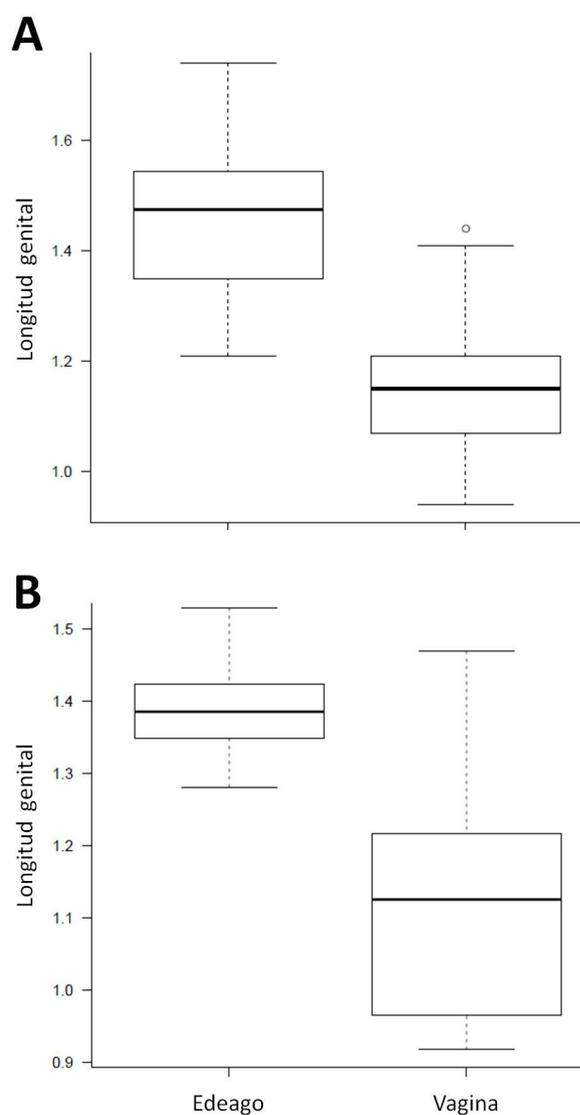


Figura 4. Morfología de las estructuras genitales de *Protoneura cara* e *Ischnura denticollis* observadas con microscopía electrónica de barrido. En A y B *P. cara* y en C y D *I. denticollis*. Se presentan vistas dorso-laterales de las estructuras.

Las estructuras genitales de hembras y machos se compararon con la prueba *t-Student*, poniendo a prueba la longitud del edeago y la longitud de la espermateca, los resultados muestran que el largo de edeago y el largo de la vagina difieren significativamente, sin embargo dado que los edeaos son de mayor tamaño de que las hembras, los machos podrían potencialmente llegar a las estructuras de almacenamiento femenino con su edeago.

Figura 5. Comparación de la longitud genital en hembras y machos. En A genitales de *Protoneura cara*, en B genitales de *Ischnura denticollis*. Las medias de largo de edeago difieren con una significancia de $P > 0.05$ del largo de la vagina, no obstante, el edeago siendo de mayor tamaño puede tener acceso al esperma de cópulas previas almacenado en la bursa y posiblemente en la espermateca.



Análisis alométrico

La consistencia de las mediciones, según la prueba de Levene, no varió significativamente (ver apéndice).

No hubo un consenso general en la alometría genital de *P. cara* e *I. denticollis* en ambos sexos ni en relación a los dos indicadores corporales usados (Cuadro 1 y 3). Las gráficas de la regresión lineal tipo II de *P. cara* se muestran en la Fig. 6 con la regresión RMA y en la Fig. 8A y B con la regresión SMA, y de *I. denticollis* en la Fig. 7 con RMA y en la Fig. 8C con SMA. Los resultados muestran en general que las variables analizadas no presentan ningún tipo de asociación, es decir, dado que el coeficiente alométrico en general no difiere de cero, la alometría es nula en la mayoría de los casos. Cuando se observó hipoalometría, ésta dependió del indicador de tamaño corporal, este fue el caso de la longitud de la vagina en *I. denticollis* que mostró hipoalometría con el indicador corporal ala, pero al analizarlo con el ancho de la cabeza, no hubo relación alguna. El análisis alométrico de la longitud del edeago y la vagina produjo resultados diferentes en ambas especies. En *P. cara* se encontró isometrías en la longitud del edeago con ambos indicadores corporales cuando se usó RMA, sin embargo cuando se usó SMA se encontró hiperalometría en la longitud del edeago sólo cuando se tuvo la longitud del ala como indicador del tamaño corporal; cuando se usó el ancho de la cabeza el resultado fue isométrico con ambas pruebas. Solo se presenta la regresión lineal SMA de la longitud del edeago en *P. cara* con ambos indicadores corporales y de la longitud de la vagina con el

indicador corporal ala en *I. denticollis* (Fig. 8), porque sólo en estos casos la orrelación fue significativa (Cuadro 2).

Figura 6. Relación alométrica de los genitales de *Protoneura cara*. En A el análisis alométrico edeago/ala, en B edeago/cabeza, en C vagina/ala, en D vagina/cabeza, en E bursa/ala, en F bursa/cabeza, en G espermateca/ala y en H espermateca/cabeza. Todos los datos están en escala logarítmica. La línea roja corresponde a la recta y las líneas grises de a los lados indican los intervalos de confianza. Las gráficas se construyeron con la regresión lineal RMA. Se marca con (=) cuando la pendiente fue isométrica, en los casos donde no se marca la relación, la alometría fue nula.

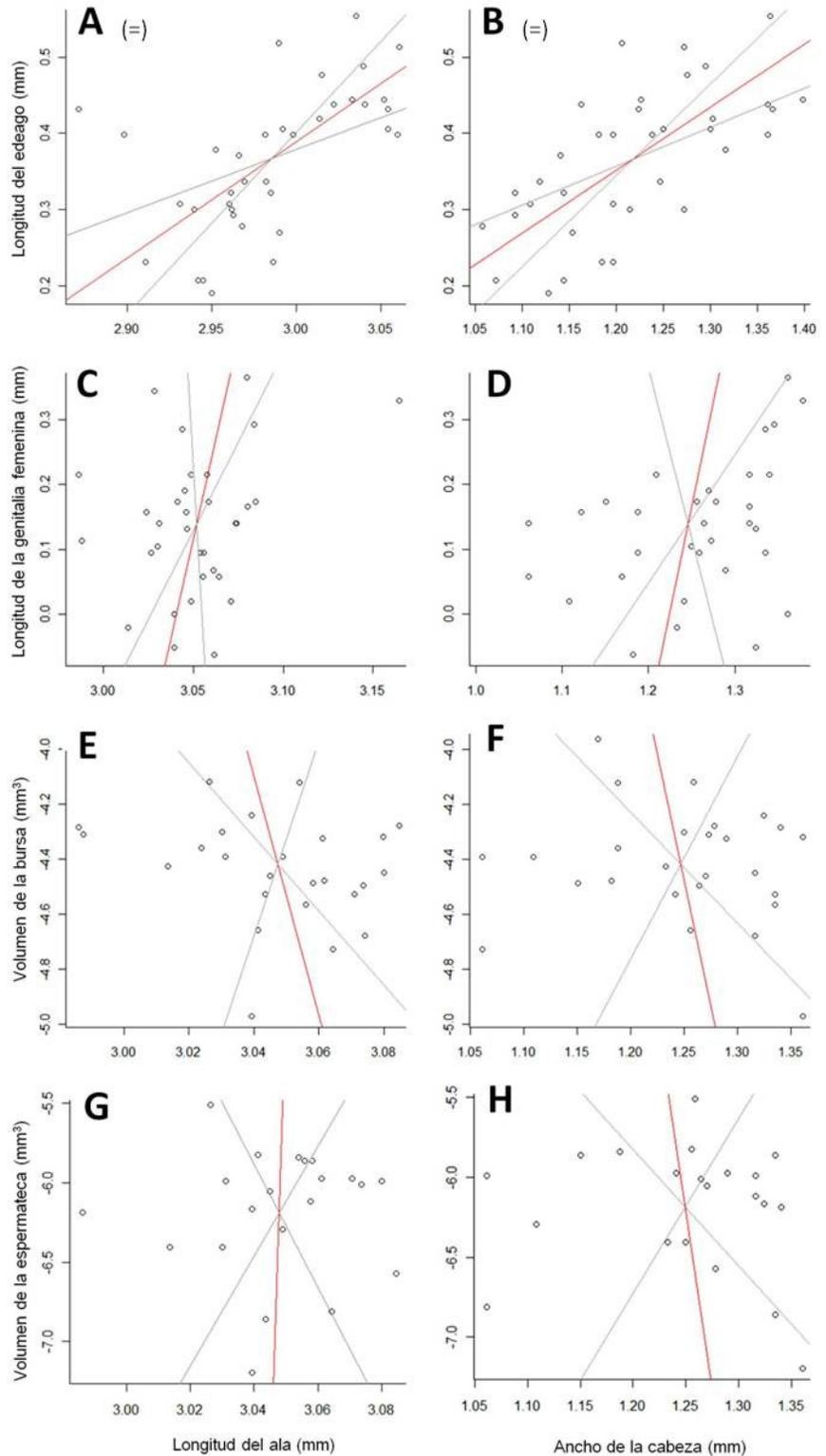


Figura 7. Relación alométrica de los genitales en *Ischnura denticollis*. En A el análisis alométrico edeago/ala, en B edeago/cabeza, en C vagina/ala, en D vagina/cabeza, en E bursa/ala, en F bursa/cabeza, en G espermateca/ala y en H espermateca/cabeza. Todos los datos están en escala logarítmica. La línea roja corresponde a la recta y las líneas grises de a los lados indican los intervalos de confianza. Las gráficas se construyeron con la regresión lineal RMA. Se marca con (-) cuando la pendiente fue hipoalométrica, en los casos donde no se marca la relación, la alometría fue nula.

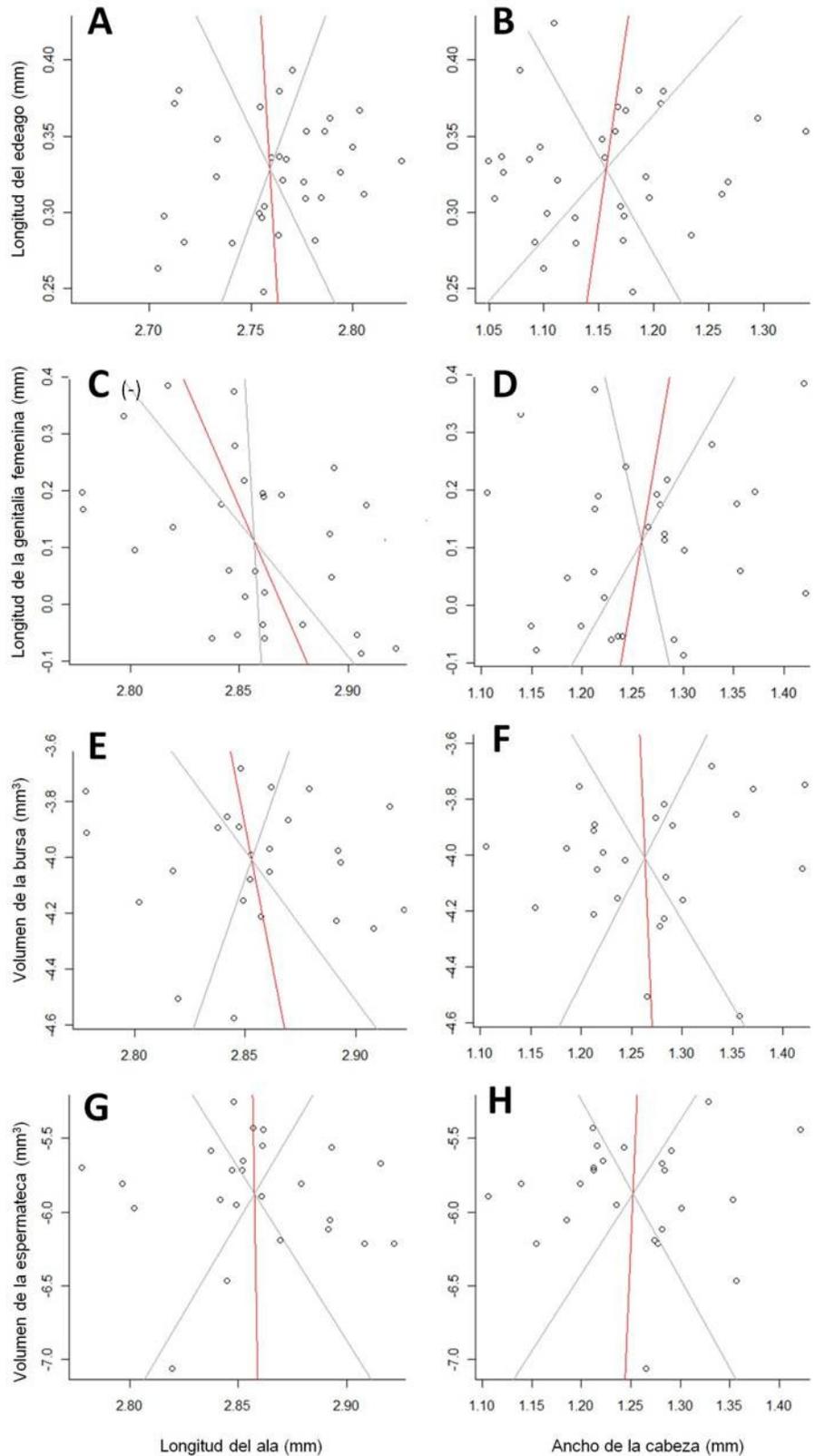
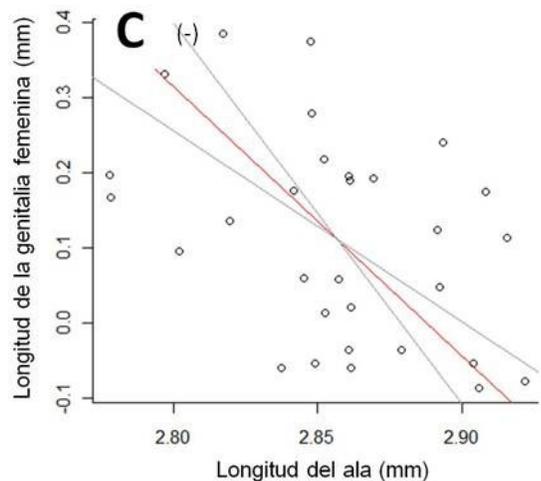
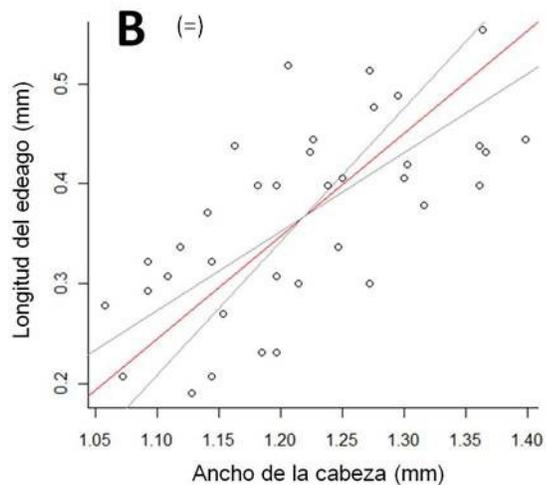
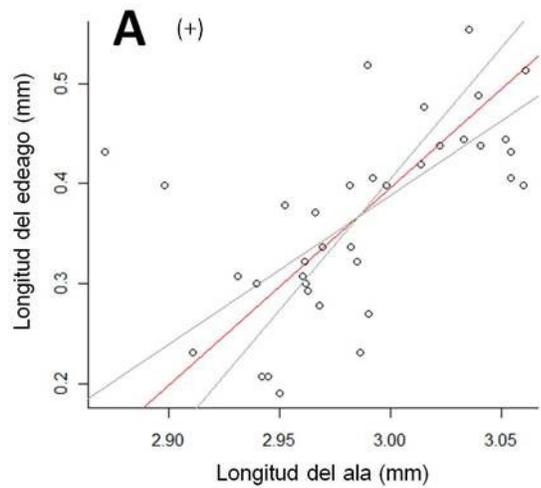


Figura 8. Alométrie genital de *Protoneura cara* e *Ischnura denticollis* con SMA. En A el análisis alométrico edeago/ala de *P. cara*, en B edeago/cabeza de *P. cara* y en C vagina/ala de *I. denticollis*. Todos los datos están en escala logarítmica. La línea roja corresponde a la recta y las líneas grises de a los lados indican los intervalos de confianza. Las gráficas se construyeron con la regresión lineal SMA. Se marca con (=) cuando la pendiente fue isométrica, con (+) cuando la pendiente fue hiperalométrica y con (-) cuando la pendiente fue hipotalométrica. ■



Cuadro 1. Valores de la alometría genital de *Protonerua cara* e *Ischnura denticollis*. Se presentan los valores del coeficiente alométrico (pendiente), intervalo, intercepto y *P-perm* (que pone a prueba si el coeficiente alométrico difiere de cero), se obtuvieron con la regresión lineal RMA. Y el valor de r^2 que indica el porcentaje de variación en “y” que es explicado por “x” con el modelo OLS. Se marca con asterisco (*) cuando la diferencia de 0 fue significativa y con (=) cuando la pendiente fue isométrica y (-) cuando fue hipoalométrica.

Especie	Sexo	Estructura	Intercept o	Pendient e	Intervalo	P- perm	r²	n	
<i>P. cara</i>	Machos	Edeago/Ala	-4.185	1.525 (=)	0.831 a 2.386	0.001*	0.333	36	
	♂	Edeago/Cabeza	-0.639	0.825 (=)	0.511 a 1.197	0.001*	0.423	36	
	Hembras	Vagina/Ala	-37.479	12.327	5.451 a -47.256	0.059	0.078	34	
		♀	Vagina/Cabeza	-7.839	6.404	1.969 a -5.213	0.175	0.026	34
		Bursa/Ala	127.901	-43.422	35.441 a -13.461	0.175	0.035	26	
		Bursa /Cabeza	18.338	-18.255	7.357 a -4.0375	0.295	0.015	26	
		Espermateca /Ala	-1940.592	634.679	34.515 a -38.728	0.419	0.001	21	
		Espermateca/Cabeza	49.503	-44.573	10.902 a -7.273	0.370	0.009	21	
<i>I. denticollis</i>	Machos	Edeago/Ala	61.914	-22.320	3.683 a -2.768	0.417	0.003	33	
	♂	Edeago/Cabeza	-5.401	4.955	0.816 a -1.281	0.308	0.006	33	
	Hembras	Vagina/Ala	25.157	-8.767 (-)	-65.712 a -4.696	0.020*	0.166	31	
		♀	Vagina/Cabeza	-12.874	10.315	3.099 a -7.827	0.180	0.027	31
			Bursa/Ala	111.300	-40.417	22.813 a -10.713	0.226	0.023	27
	Bursa /Cabeza	104.280	-85.719	7.121 a -6.097	0.426	0.001	27		

Espermateca /Ala	2367.219	-830.470	24.910 a -23.499	0.477	0.000	22
Espermateca/Cabeza	-199.423	154.557	10.510 a -12.188	0.437	0.001	22

Cuadro 2. Valores de correlación de las estructuras genitales de *Protoneura cara* e *Ischnura denticollis*. Se presentan los valores correlación (r), obtenidos con la prueba de correlación de Pearson. Se marca con asterisco (*) cuando la correlación fue significativa.

Especie	Sexo	Estructura	Pearson (r)	P	n
<i>P. cara</i>	Machos ♂	Edeago/Ala	0.577	<0.00	36
		Edeago/Cabeza	0.650	<0.00	36
	Hembras ♀	Vagina/Ala	0.279	0.116	34
		Vagina/Cabeza	0.162	0.367	34
		Bursa/Ala	0.186	0.363	26
		Bursa /Cabeza	-0.121	0.558	26
		Espermateca /Ala	0.028	0.905	21
Espermateca/Cabeza	-0.095	0.684	21		
<i>I. denticollis</i>	Machos ♂	Edeago/Ala	-0.052	0.774	33
		Edeago/Cabeza	0.077	0.670	33
	Hembras ♀	Vagina/Ala	-0.408	0.025*	31
		Vagina/Cabeza	0.165	0.384	31
		Bursa/Ala	-0.150	0.464	27
		Bursa /Cabeza	-0.032	0.875	27
		Espermateca /Ala	-0.013	0.952	22
	Espermateca/Cabeza	0.032	0.880	22	

Cuadro 3. Valores de la alometría genital de *P. cara* e *I. denticollis*. Se presentan los valores del coeficiente alométrico de la longitud del edeago de *P. cara* y la longitud de la vagina de *I. denticollis*. Los

coeficientes alométricos (Pendiente) se obtuvieron con la regresión lineal SMA. Se presentan los valores de la pendiente, intervalo, y *P* que pone a prueba si el coeficiente alométrico difiere significativamente de uno con OLS. Se marca con asterisco (*) cuando la diferencia de 1 fue significativa y con (=) cuando la pendiente fue isométrica, (+) cuando la pendiente fue hiperalométrica, y (-) cuando la pendiente fue hipoalométrica, n=20 a 32.

Especie	Sexo	Estructura	Pendiente	Intervalo	<i>P</i>	n
<i>P. cara</i>	Machos	Edeago/Ala	1.973	1.490 a 2.614	<0.00	36
	♂		(+)		1	
		Edeago/Cabeza	1.027 (=)	0.790 a 1.334	0.840	36
<i>I. denticollis</i>	Hembras ♀	Vagina/Ala	-3.402	-2.408 a -4.807	<0.00	31
			(-)		1	

DISCUSIÓN

Morfología genital

Tanto en *P. cara* como en *I. denticollis*, la morfología y la complejidad de las estructuras genitales mostraron cierta correspondencia con la forma y el tamaño de los genitales del sexo opuesto. Donde a pesar de que los genitales difieren en tamaño entre las hembras y machos, el edeago que es en las dos especies de mayor tamaño que los genitales de las hembras, durante la cópula, llegaría hasta el fondo de la bursa, y tendría acceso a la manipulación espermática en esta estructura y posiblemente en la espermateca. La presencia de múltiples órganos de almacenamiento de esperma es común en las hembras de varios taxa de insectos, aunque el significado de esto sigue siendo controvertido (Simons, 2001). Desde el punto de vista de mecanismos de selección sexual y competencia espermática, este hecho puede constituir una fuerza impulsora en la evolución genital (Hosken y Stockley, 2004), donde múltiples órganos de almacenamiento en las hembras, han favorecido que ellas puedan evitar el desplazamiento de espermatozoides (Parker, 1984), en particular en las libélulas, evitando la eliminación de los espermatozoides de estos órganos por el edeago del macho (Waage, 1979). La presencia de bursa y espermateca confiere a las hembras cierta facilidad de manipular el eyaculado, lo cual podría permitirles controlar la paternidad de su descendencia, manipulando de forma selectiva la movilización de esperma de los diferentes órganos (e. g., Ward, 1993; Otronen et al. 1997; Hellriegel y Ward, 1998; Hellriegel y Bernasconi, 2000). En particular en el género *Ischnura*, los mecanismos de competencia espermática han sido estudiados a detalle (Waage, 1986; Fincke, 1987;

Miller, 1987a, b; Cordero, 1990; Cordero y Miller, 1992; Naraoka, 1994; Sawada, 1995, 1998, Cooper et al. 1996). Como es típico en otras hembras del género *Ischnura* (Waage, 1984, Robinson y Novak, 1997), las hembras de *I. denticollis* tienen dos órganos de almacenamiento de esperma, la bursa y la espermateca, que están conectados por un conducto estrecho, aunque a diferencia de las hembras de otros géneros, *I. denticollis* muestra una clara diferencia en el tamaño, siendo la espermateca distinguiblemente más pequeña que la bursa (Fig. 3B). En cambio, en las hembras de otras especies del género es común que ambas estructuras de almacenamiento muestren un volumen similar. Ambos órganos se mostraron llenos del eyaculado, como se ha documentado en las especies del género *Ischnura* (Sawada, 1995). Sawada (1995) observó que los machos de *I. senegalensis* remueven casi todo el esperma de la bursa y muy poco de la espermateca. Este autor sugirió a partir de su estudio morfométrico, que los apéndices del edeago penetran en la bursa, pero rara vez penetran en la espermateca, y concluyó que es poco probable que los machos puedan eliminar directamente los espermatozoides de la espermateca (Sawada, 1995). Una explicación alternativa a la eliminación de espermatozoides es la estimulación sensorial. Sin embargo, no existen datos en el género *Ischnura*, donde el macho, estimule los genitales femeninos durante la cópula y se expulse el esperma de la espermateca. Miller (1987a) sugiere que los machos de *I. elegans* no realizan la manipulación espermática por medio de la remoción con los apéndices del edeago. No obstante Cordero y Miller (1992) demostraron que en *I. graellsii* definitivamente ocurre este tipo de manipulación. De hecho, en *I. senegalensis*, Sawada (1995) muestra cómo los apéndices del edeago pueden ser vistos en el ducto de la

espermateca. Queda, por lo tanto, aclarar el mecanismo de desplazamiento de esperma en *I. denticollis*.

En *P. cara* los mecanismos de desplazamiento (si estos existen), son difíciles de dilucidar, sobre todo porque no hay estudios cercanos en este género de donde echar mano. Para esta especie sólo haré algunas propuestas, las cuales son tentativas y para ser investigadas a detalle en estudios posteriores. Por la forma del segmento distal del macho, es probable que se acomode en la bursa, la cual es redonda. Sin embargo no se sabe y parece difícil que al menos mecánicamente, exista desplazamiento de esperma de la espermateca. Esto porque este último órgano es muy pequeño con respecto al segmento distal y que no hay nada parecido a otras estructuras en este segmento que puedan insertarse. No se descarta sin embargo el desplazamiento del esperma de la espermateca vía estimulación sensorial.

Alometría genital

Una fuerte crítica que se ha hecho a los estudios de alometría genital es que se miden rasgos genitales cuya función se desconoce, suponiendo que están sometidos a algún tipo de selección. La complejidad de los genitales es tan alta que puede ser simplemente que algunos caracteres de los órganos medidos sean redundantes o sin función. De hecho la misma explicación se ha presentado en algunos rasgos sexuales precopulatorios (e. g., van Doorn y Weissing 2004; Uetz et al. 2009.).

Los resultados del presente trabajo, no mostraron un patrón alométrico. Estos resultados, así como los encontrados por Córdoba Aguilar et al. (2010) en la especie *H.*

americana, contrastan con el patrón de hipoalometría reportada por Eberhard y colaboradores en los caracteres postcopulatorios (Eberhard et al. 1998; Eberhard et al. 2009). En mi estudio, la mayoría de los caracteres medidos no presentan un tipo de alometría, salvo en tres casos. Por lo que, quizá lo que sucede es que no existe una alometría particular que se pueda utilizar para describir las presiones selectivas de dichos caracteres. Los resultados de esta tesis también traen a la luz otro problema: los patrones alométricos pueden variar en función del indicador de tamaño del cuerpo. Los dos indicadores del tamaño corporal utilizados tradicionalmente en odonatos (Corbet, 1999), no mostraron un patrón consistente. Eberhard y colaboradores (2009) también han señalado este punto. Sin embargo las diferencias en los resultados se pueden atribuir a que puede ser el caso de que en *P. cara* e *I. denticollis* las presiones de selección actúen de forma diferente en ambos rasgos, por ejemplo, que la longitud del ala esté sujeta a selección sexual, y que no sea el caso en el ancho de cabeza. Se ha sugerido que lo que debería ser utilizado con el fin de tener un buen indicador del tamaño corporal debe ser una combinación de varias características (masa, volumen y densidad) (Moya-Laraño et al. 2008). Los investigadores interesados en la alometría deben ser conscientes de que este problema, aunado a la falta de conocimiento en la función de caracteres genitales, hacen que la generalizaciones sobre los patrones de alometría genital sean prematuras.

Otro problema fundamental es que los coeficientes alométricos varían dependiendo del tipo de análisis realizado. Las dos técnicas de regresión frecuentemente usadas son SMA y OLS (*ordinary least squares*) (Eberhard, 2008), las cuales arrojan resultados diferentes utilizando los mismos datos, donde OLS suele dar valores de

pendientes más bajos que SMA (Eberhard, 2008). Así la tendencia de hipoalometría genital puede ser consecuencia de un inapropiado uso del método de regresión lineal empleado (Green, 1999). Por ejemplo, el método OLS aunque es muy utilizado en análisis alométricos, no es el más correcto dado que supone que “Y” depende de “X”, y que no hay incertidumbre en la variable “X”, y que por lo tanto los valores de “X” son tal como ocurren en la población (Legendre y Legendre, 1998). Sin embargo este método sólo es válido cuando al estimar la pendiente la variable predictora no se mide, si no que es fijada y controlada por el investigador, por ejemplo cuando se tiene control sobre una variable como la temperatura en un experimento. En el estudio de Eberhard et al. (1998) la estructura genital no depende directamente de la medida del indicador del tamaño corporal, por lo que el método OLS no es el más correcto a usar. De hecho, cuando los datos de Eberhard se reanalizaron con SMA, los coeficientes alométricos de los genitales no fueron de tipo hipoalométrico (Green, 1999). Aunado a esto, cuando se usa SMA, es necesario primero realizar una prueba de correlación, dado que SMA pone a prueba si la pendiente difiere de 1, pero no si la pendiente difiere de 0, por lo que primero debe comprobarse que haya una correlación (Legendre y Legendre, 1998). RMA en cambio pone a prueba la diferencia de 0 con *P-perm* (Legendre y Legendre, 1998). En los resultados presentados el coeficiente alométrico de la longitud del edeago de *P. cara* con el indicador corporal al difiere entre hiperalometría con SMA e isometría con RMA. Sin embargo, Legendre y Legendre (1998) argumentan que cuando la *n* es pequeña o la correlación es débil los intervalos de confianza de SMA deben ser usados con precaución.

Es complicado concluir cuál es el significado biológico de los resultados observados en este estudio. Por ejemplo, la hipoalometría observada en la longitud de la vagina de *I. denticollis* con el indicador corporal indica no sólo que los genitales crecen en menor proporción que el tamaño corporal, si no que decrecen, es decir que los genitales son más pequeños en los individuos grandes y de mayor tamaño en los individuos pequeños. Existen dos hipótesis que explican los valores hipoalométricos en los genitales de insectos, la primera es que los machos están asegurando puntos precisos en donde realicen la estimulación mecánica, esto se conoce como la hipótesis de ajuste mecánico (Kawano, 2004). La segunda hipótesis es que los machos con tamaños intermedios (alrededor de la media poblacional) de los genitales, estarían siendo favorecidos, de manera que, podrían copular con la mayor cantidad de hembras. Esta hipótesis se conoce como “one size fits all” (una sola talla ajusta para todos) (Eberhard et al. 1998). La hipótesis de la estimulación mecánica, aplica si existe estimulación por parte del edeago; sin embargo, los genitales de los machos de *I. denticollis* no parecen ser estimulatorios (al compararlo con otras especies), sino de desplazamiento directo del esperma rival por medio de sus apéndices, por lo que, no es claro cómo interpretar la hipoalometría en las hembras. La hipótesis de una sola talla ajusta para todos, asume que la mayoría de las hembras tienen una morfología genital particular, esto podría suponerse para *I. denticollis*, pero paradójicamente en la alometría genital del edeago no se observó relación alométrica. Si una sola talla ajustara para todos, se esperaría que la longitud tanto del edeago como de la vagina mostrara patrones alométricos similares y esto no fue observado.

También es difícil hacer una interpretación biológica de la posible hiperalometría, observada en la longitud del edeago de *P. cara* con el indicador corporal ala, cuando se hizo la prueba SMA, (relación que no fue consistente con el indicador corporal cabeza ni con el análisis de regresión lineal RMA), una relación de tipo hiperalométrica indica que los genitales crecen en mayor proporción, en comparación al resto de su morfología corporal. Cuando esto sucede, se ha considerado que los genitales pueden funcionar como arma en la competencia entre machos (Eberhard et al. 1998), siendo favorecido un tamaño grande de los genitales. Pero no debemos inferir que esto sea real para *P. cara*, y menos si los resultados varían con el uso de uno u otro indicador corporal o prueba.

Podría ser el caso, de que los genitales de ambos sexos coevolucionen su forma (desde luego, mediada por la función, por ejemplo Córdoba Aguilar, 2005). Por ejemplo, una espermateca alojada muy adentro de la hembra, supondría presión de selección en el largo del edeago de las libélulas. La respuesta evolutiva en este caso, sería que la evolución favoreciera los edeaos largos, de manera que en generaciones siguientes el largo del edeago se hiciera mayor, seguido quizás por una mayor profundidad de la espermateca. Suponiendo una relación alométrica (cualquiera que esta sea), entre el largo de la vagina y el largo del edeago, es difícil predecir cómo tales relaciones se sostendrían en tiempo evolutivo. Ante escenarios de este tipo, es más factible pensar que la alometría dejara de existir con tal de responder evolutivamente a los cambios coevolutivos. Este análisis parece soslayado en los análisis alométricos, lo cual sin embargo, podría explicar mejor mis resultados.

CONCLUSIONES

- La morfología genital de *I. denticollis* es similar a la documentada en el género *Ischnura*.
- La alometría genital en libélulas puede ser hiperalométrica, hipoalométrica, isométrica, En general la alometría genital encontrada en *P. cara* e *I. denticollis* fue alometría nula.
 - Cuando se encontró una relación alométrica, no se observó el patrón de hipoalometría que algunos autores han propuesto que es el típico de genitalia.

Literatura citada

- Andrew, R. J. & Tembhare, D. B. (1996). The post-ovarian genital complex in the damselfly, *Ischnura aurora aurora* (Brauer) (Insecta: Odonata). *Journal of Advanced Zoology*. 17: 93–97.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Bernstein, S. and Bernstein, R. (2002) Allometry of male genitalia in a species of soldier beetle: support for the one-size-fits-all hypothesis. *Evolution* 56, 1707–1710.
- Bonduriansky, R., y T. Day. (2003). The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution* 57:2450-58.
- Bonduriansky, R. (2007). Sexual selection and allometry: a reappraisal of the evidence and ideas. *Evolution* 61: 838-849
- Corbet, PS. (1999). Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Harley Books. U. K.
- Cordero, A. (1990). The adaptive significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii* (Odonata:Coenagrionidae). *Animal Behavior*. 40: 43–48.
- Cordero Rivera, A. (2002). Influencia de la selección sexual sobre el comportamiento reproductor de los Odonatos. In: Evolución: la Base de la Biología (Ed. by M. Soler), pp. 497–507. Granada: Proyecto Sur.
- Cordero, A. & Miller, P. L. (1992). Sperm transfer, displacement and precedence in *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 30: 261–267.
- Cordero A, Santolomazza Carbone S, Utzeri C. (1995) Male disturbance, repeated insemination and sperm competition in the damselfly *Coenagrion scitulum* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behavior*. 49:437-449.
- Cordero Rivera, A. & Andrés, J. A. (2002). Male coercion and convenience polyandry in a calopterygid damselfly (Odonata). *Journal of Insect Science*. 2: 14. Available online: insectscience.org/2.14
- Cordero Rivera, A. & Córdoba-Aguilar, A. (2010). Selective forces propelling genitalic evolution in Odonata. *The Evolution of Primary Characters in Animals*. (ed. by J. Leonard & A. Córdoba-Aguilar). Oxford University Press.
- Córdoba-Aguilar, A. (1992). Comportamiento reproductivo y policromatismo en *Ischnura denticollis* Burmeister (Zygoptera:Coenagrionidae). *Bull. Am. Odonatol.* 1: 57–64.
- Córdoba-Aguilar, A. (1999). Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society, London; series Biological Sciences* 266: 779-784.
- Córdoba-Aguilar, A. (2000). Evolución y diversidad de la morfología de los genitales en insectos. *Folia Entomológica Mexicana* 110: 95-111.

- Córdoba-Aguilar, A. (2001). Sperm displacement ability in the damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* Ocharan: no effect of male age, territorial status, copulation duration and syn-copulatory behaviour (Zygoptera: Calopterygidae).
- Córdoba-Aguilar, A. (2003a). A description of male and female genitalia and reconstruction of copulatory and fertilization events in *Calopteryx haemorrhoidalis* (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 32: 205-214.
- Córdoba-Aguilar, A. (2003b). Predicting mechanisms of sperm displacement based on genital morphometrics in the Calopterygidae (Odonata). *Journal of Insect Behavior*. 16: 153–167. *Odonatologica* 30: 372–380.
- Córdoba-Aguilar, A. (2005). Possible coevolution between male and female genital form and function in a calopterygid damselfly. *Journal of Evolutionary Biology*. 18:132-137.
- Córdoba-Aguilar, A. (2009). Seasonal variation in genital and body size, sperm displacement ability, female mating rate and male harassment in two calopterygid damselflies (Odonata: Calopterygidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 815-829
- Córdoba-Aguilar, A. & M. T. Siva-Jothy. (2004). Sperm displacement ability in *Calopteryx haemorrhoidalis* (Calopterygidae: Odonata): male and female roles, male limits in performance and female neural control. *Odonatologica* 33: 245-253.
- Córdoba-Aguilar, A., López-Valenzuela, A., Brunel, O. (2010). Allometry in damselfly ornamental and genital traits: solving some pitfalls of allometry and sexual selection, *Genética*. 138(11-12):1141-6.
- Cooper G., Miller, P. L. & Holland, P. W. H. (1996). Molecular genetic analysis of sperm competition in the damselfly *Ischnura elegans* (Vander Linden). *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* 263:1343–1349.
- Eberhard, W.G. (1985). Sexual selection and animal genitalia. Harvard University Press, Harvard.
- Eberhard, W. G, Huber, B.A., Rodriguez, R.L., Briceño, R.D., Salas, I. & Rodriguez, V. (1998). One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. *Evolution*, 52, 415-431.
- Eberhard, W. G. (1996). Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton.
- Eberhard, W. G. (2008). Static allometry and animal genitalia. *Evolution*, 63, 48-66
- Eberhard, W., Rodriguez, R.L. & Polihronakis, M. (2009). Pitfalls in the understanding the functional significance of genital allometry. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 435-445.
- Eberhard, W.G. (2010). Evolution of genitalia: theories, evidence, and new directions. *Genética*, 138, 5-18.

- Fairbain, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28:659-97
- Fincke, O. M. (1987). *Female monogamy in the damselfly Ischnura verticalis Say (Zygoptera: Coenagrionidae)*. *Odonatologica*. 16: 129–143.
- Fincke, O.M. (1997). Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biol. J. Linn. Soc.* 60: 201-220.
- Hellriegel B, Ward PI (1998) Complex female reproductive tract morphology: its possible use in postcopulatory female choice. *Journal of Theoretical Biology*. 190, 179–186.
- Hellriegel B, Bernasconi G (2000) Female-mediated differential sperm storage in a fly with complex spermathecae, *Scatophaga Stercoraria*. *Animal Behaviour*. 59, 311–317.
- Holwell, G.I. Winnick, C. Tregenza, T. Herberstein, M. (2010) Genital shape correlates with sperm transfer success in the praying mantis *Ciulfina klassi* (Insecta: Mantodea). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 64, 617–625.
- Hosken DJ, Stockley P (2004) Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 19:89–92
- Kawano, K. (2003). Character displacement in stag beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 96:503-11
- Kawano, K. (2004). Developmental stability and adaptive variability of male genitalia in sexually dimorphic beetles. *American Naturalist*. 163: 1-15.
- Klingerberg CP. (1996). Multivariate allometry. In: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice D (eds.). *Advances in morphometrics*. New York, Plenum Publications NATO ASI, pp. 23-49.
- Klingerberg, CP. (1998). Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*. 73:79-123.
- Legendre P. and Legendre L. (1998). Numerical ecology. Number 20 in Developments in Environmental Modelling. Elsevier, Amsterdam, 2nd edition.
- Miller, P. L. & Miller, C. A. (1981). Field observations on copulatory behaviour in Zygoptera, with an examination of the structure and activity of male genitalia. *Odonatologica*. 10: 201–218.
- Miller, P. L. (1987a). An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*. 16: 37–56.
- Miller, P. L. (1987b). Sperm competition in *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*. 16: 201–207.
- Moya-Laraño, J., Macías-Ordóñez, R., Blanckenhorn, W., Fernández-Montraveta, C. 2008. Analysing body condition: mass, volume or density? *Journal of Animal Ecology* 77:1099-1208.

- Naraoka, H. (1994). Diurnal rhythm of the damselfly, *Ischnura asiatica* Brauer (Coenagrionidae, Odonata) (2) Sperm displacement. *Gekkan-Mushi*. 279: 18–21.
- Otronen M, Reguera P, Ward PI (1997) Sperm storage in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*: identifying the sperm of competing males in separate female spermathecae. *Ethology*. 103, 844–854.
- Parker, Geoffrey A. (1970). Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects, *Biological Reviews* 45: 525-567.
- Parker, Geoffrey A. (1984). Sperm competition, the evolution of animal mating systems. In: Smith RL (ed) Sperm competition, the evolution of animal mating systems. *Academic Press*, Orlando, FL, pp1–60
- Robinson, J. V. & Novak, K. L. (1997). The relationship between mating system and penis morphology in ischnuran damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 60: 187–200.
- Sawada, K. (1995). Male's ability of sperm displacement during prolonged copulations in *Ischnura senegalensis* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*. 24: 237–244.
- Schmitz, G., Reinhold, K. and Wagner, P. (2000) Allometric relationship between genital size and body size in two species of mordellid beetle (Coleoptera: Mordellidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 93, 637–639.
- Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S.J. & Székely, T. (2007). Sexual size dimorphism in the American Rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour*. 73, 987-997.
- Simmons, L.W., Siva-Jothy, M., (1998). Sperm competition in insects. In: Birkhead, T.R., Møller, A.P. (Eds.), Sperm Competition and Sexual Selection. *Academic Press*, London, pp. 341–434.
- Simmons, L.W., (2001). Sperm Competition and its Evolutionary Consequences in the Insects. Princeton University Press, Princeton, i–xiii–434pp.
- Siva-Jothy, M. T. (1987). Mate securing tactics and the cost of fighting in the japanese horned beetle, *Allomyrina dichotoma* L. (Scarabaeidae). *Journal of Ethology*. 5: 165-172.
- Takami, Y. (2002). Mating behavior, insemination and sperm transfer in the ground beetle *Carabus insulicola*. *Zoological Science*. 19: 1067-79.
- Uhl, G. and Volrath, F. (2000) Extreme body size variability in the golden silk spider (Nephila edulis) does not extend to the genitalia. *Journal of Zoology*. London 251, 7–14.
- Waage, J. K. (1979). Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science*. 203:916-918.

- Waage, J. K. (1984). Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. In Sperm competition and the evolution of animal mating systems (ed. R.L. Smith), pp.251-290. New York: Academic Press.
- Waage, J. K. (1986). Evidence for widespread sperm displacement ability among Zygoptera (Odonata) and the means for predicting its presence. *Biological Journal of the Linnean Society*. 28: 285–300.
- Ward PI (1993) Females influence sperm storage and use in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 32, 313–319.
- Weninger, E. J. and Averill, E.L. (2006). Influence of body and genital morphology on relative male fertilization success in oriental beetle. *Behavioral Ecology*. 17: 656-663.
- Wheeler, D., Wong, A. & Ribeiro, J.M.C. (1993). Scaling of feeding and reproductive structures in the mosquito *Aedes aegyptii* L. (Diptera: Culicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 66: 121-124.

APÉNDICE

Prueba de Levene

Para determinar la homogeneidad de varianzas

$$H_0: \text{Var}(1) = \text{Var}(2) = \text{Var}(3) = \text{Var}(4)$$

H₁: al menos una es diferente

Prueba de Levene						
		Datos	Levene	df1	df2	P
P. cara	Machos	Ala	0.052	3	140	0.984
		Cabeza	0.602	3	140	0.615
		Edeago	0.435	1	70	0.511
	Hembras	Ala	0.056	3	128	0.982
		Cabeza	0.663	3	128	0.576
		Vagina	0.046	1	64	0.830
		Bursa	0.001	1	50	0.974
	Espermateca	0.019	1	40	0.892	
I. denticollis	Machos	Ala	0.016	3	128	0.997
		Cabeza	0.955	3	128	0.416
		Edeago	0.094	1	64	0.760
	Hembras	Ala	0.142	3	120	0.935
		Cabeza	0.294	3	116	0.830
		Vagina	0.232	1	60	0.632
		Bursa	0.155	1	52	0.696
	Espermateca	0.021	1	44	0.884	

Por lo tanto no se rechazó la H₀.

df1 → grados de libertad entre grupos

df2 → grados de libertad dentro de los grupos